УДК 576.895.421 : 591.48

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ТАРЗАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА IXODES PERSULCATUS (IXODINAE)

© С. А. Леонович

На переднем тарзальном членике таежного клеща обнаружено 4 типа сенсилл (кроме сенсилл, входящих в состав органа Галлера): тактильные механорецепторные, 2 типа контактных хемо-механорецепторных и дистантные хеморецепторные сенсиллы. Один из типов, однополостные хемо-механорецепорные сенсиллы, сходные по строению с одним из типов сенсилл пальпального рецепторного органа, обнаружен только у Ixodinae и не найден у Amblyomminae. Именно эти сенсиллы реагируют на естественные компоненты фекалий клещей (Grenacher et al., 2001), возможно, обеспечивая встречу полов в природе до попадания на хозяина.

Тарзальные членики передних ног иксодовых клещей несут основную часть дистантных рецепторных образований, объединенных преимущественно в чувствительном органе Галлера. Этот орган обеспечивает нахождение клещом прокормителя и полового партнера в природе. Строение и функция органа Галлера у Ixodidae исследованы достаточно подробно (Леонович, 1977, 1978, 1985; Hess, Vlimant, 1982, 1983; Steullet, Guerin, 1994a, b; Leonovich, 2004, и др.). Вместе с тем недавно проведенные исследования показали, что в поведении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (L.) важную роль играют сенсиллы, расположенные вне органа Галлера вблизи коготка; эти сенсиллы реагируют на гуанин и некоторые его производные. Предполагается, что именно они обеспечивают реакцию скопления клещей и, возможно, влияют на нахождение самок самцами в природе до встречи с хозяином (Grenacher et al., 2001). В цитированной работе исследовано только внешнее строение этих сенсилл в растровом электронном микроскопе. В связи с этим представляется важным изучить тонкую внутреннюю организацию сенсилл тарзуса, находящихся вне органа Галлера, у близкородственного вида *Ixodes persulcatus* Sch., тем более что исходные данные по предполагаемым феромонам скопления, цитируемые в работе Гренахера с соавторами (Grenacher et al., 2001), относятся именно к *I. persulcatus* (Успенский, Емельянова, 1980). Такие сенсиллы были исследованы только у клеща *Amblyomma americanum* (L.) — представителя подсем. Amblyomminae (Chu-Wang, Axtell, 1974). Вместе с тем многочисленные исследования показали, что рецепторные у иксодин и амблиоммин могут существенно отличаться (Леонович, 1987). Предлагаемое исследование продемонстрировало, что и в строении тарзальных сенсилл, находящихся вне органа Галлера, у Amblyomminae (*A. americanum*) и Ixodinae (*I. persulcatus*) имеются

существенные отличия, возможно, связанные с реакцией клещей на предполагаемый феромон скопления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Самцы и самки таежного клеща *I. persulcatus* были собраны в различных районах Ленинградской обл. в период 1990—2003 гг. Нимфы частично были собраны в природе, частично — взяты из лабораторной культуры; личинки — из спиртовой коллекции ЗИН РАН и из культуры. Фиксацию материала для исследования в трансмиссивном электронном микроскопе проводили раствором 2.5 %-ного глютаральдегида на фосфатном буфере с последующей дофиксацией 1 %-ным раствором четырехокиси осмия на том же буфере. Заливку проводили в смесь смол Аралдит, ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-3 (Швеция), контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу и уранилацетатом.

Для исследования в растровом электронном микроскопе клещей фиксировали в 70 %-ном этаноле, после чего высушивали на воздухе методом критической точки (промежуточная среда ацетон, активный агент жидкая углекислота) в установке HCP-2 (Япония) и напыляли платиной в вакуумном напылителе Eiko-5 (Япония).

Изготовленные препараты исследовали и фотографировали в просвечивающем электронном микроскопе Tesla BS-500 (Чехия) и в растровом электронном микроскопе Hitachi S-570 (Япония).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На тарзальных члениках передней пары ног располагается основной дистантный рецепторный орган безглазого таежного клеща — орган Галлера (рис. 1, *1*, см. вклейку). Строение этого органа и расположенных поблизости сенсилл подробно описано в предыдущих публикациях по таежному клещу (Леонович, 1977, 1985) и родственному *I. ricinus* (Thonney, 1987). Кроме органа Галлера, занимающего часть дорсальной поверхности членика (рис. 1, *1*, *2*), на его вентральной и обеих латеральных поверхностях обнаружены сенсиллы 4 морфологических типов. Согласно развиваемым автором взглядам на классификацию сенсилл клещей они относятся к беспоровым бесполостным механорецепторным сенсиллам (ББС), однопоровым однополостным хеморецепторным (ООС), однопоровым многополостным хемо-механорецепторным (ОМС) и многопоровым многополостным сенсиллам (ММС) (Леонович, 1999).

Наиболее многочисленны преобладающие по всей длине членика тактильные механорецепторные сенсиллы (рис. 1, *2*, *3*, *4*). Наружный отдел механорецепторных сенсилл представлен стержневидным, лишенным каких-либо внутренних полостей, кутикулярным волоском, располагающимся в ярко выраженной сочленовной ячейке (рис. 1, *2*, *3*, *4*). В состав каждой сенсиллы такого типа входят 2 биполярных рецепторных нейрона (рис. 1, *5*). Все рецепторные нейроны всех типов сенсилл биполярны, несут на вершине дендритов по 1 видоизмененной ресничке, содержащей 9 пар периферических бивалентов (рис. 2, *1* , см. вклейку). Строение оберточных клеток и иных вспомогательных элементов сенсиллы идентично таковому в ранее изученных механорецепторных сенсиллах идиосомы (Леонович, 1985). Апи-

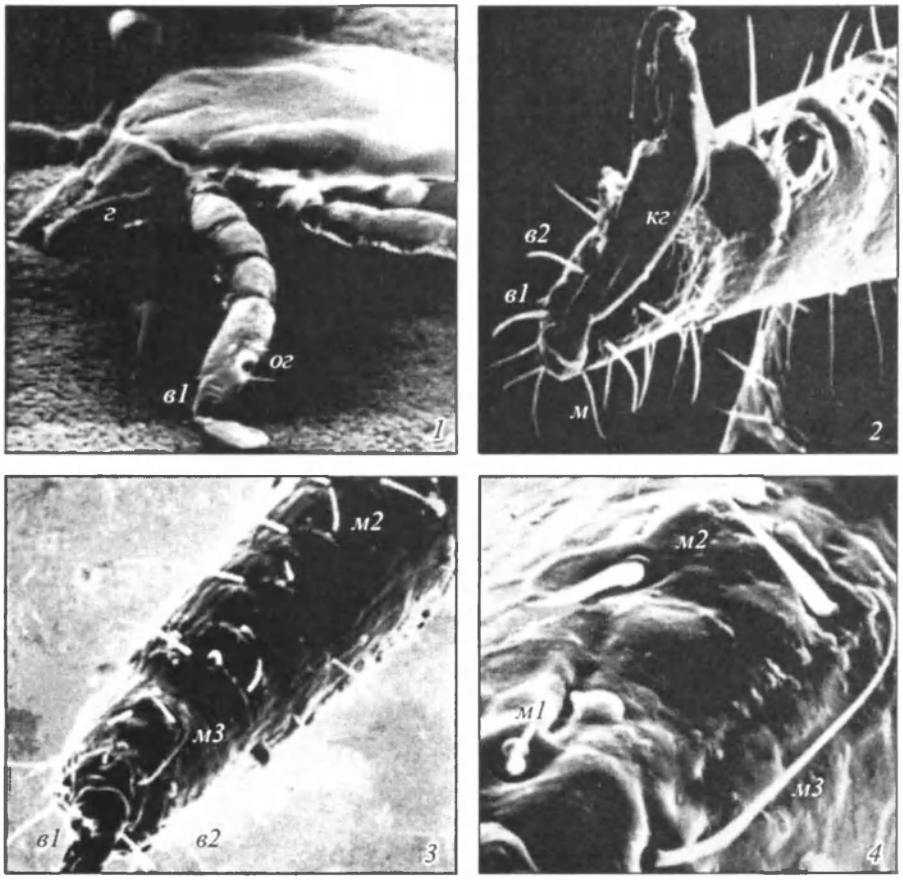


Рис. 1. Тарзальные сенсиллы таежного клеща *Ixodes persulcatus*.

1 — общий вид личинки, *в1* — хеморецепторная прикоготковая сенсилла ОМС, при ходьбе касающаяся субстрата; *2* — участок тарзального членика вблизи коготка, самка; *3* — вентральная поверхность передней лапки, самка; *4* — участок вентральной поверхности с 3 типами тактильных сенсилл (*м1—м3*); *5* — срез через область отхождения дендритов сенсорных нейронов тарзальных сенсилл. *в1* — тактильная хеморецепторная сенсилла первого типа; *в2* — тактильная хемо-механорецепторная сенсилла второго типа; *г* — гнатосома; *кг* — коготок; *м1—м3* — типы тактильных механорецепторных сенсилл; *ог* — орган Галлера; *ок* — оберточная клетка; *рв* — базальная область дендритов хеморецепторной сенсиллы первого типа; *рм* — базальная область дендритов механорецепторной сенсиллы.

Fig. 1. Tarsal sensilla of the taiga tick *Ixodes persulcatus*.

К с. 305

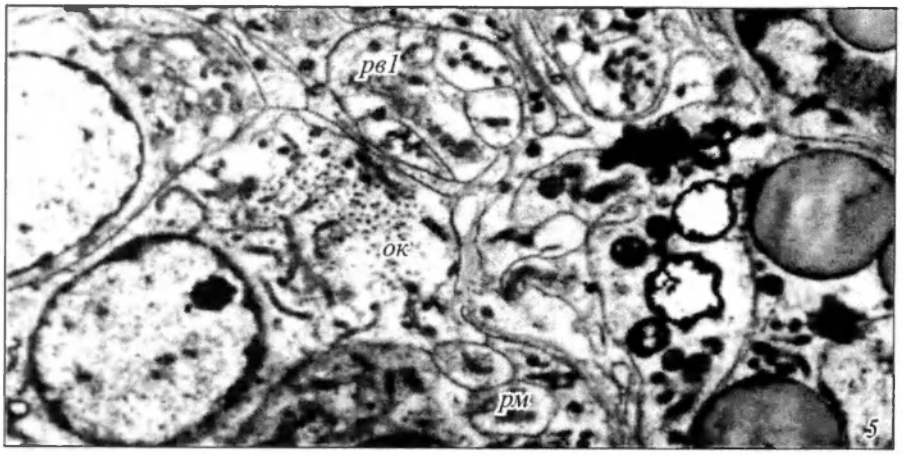


Рис. 1 (*продолжение*).

К с. 305

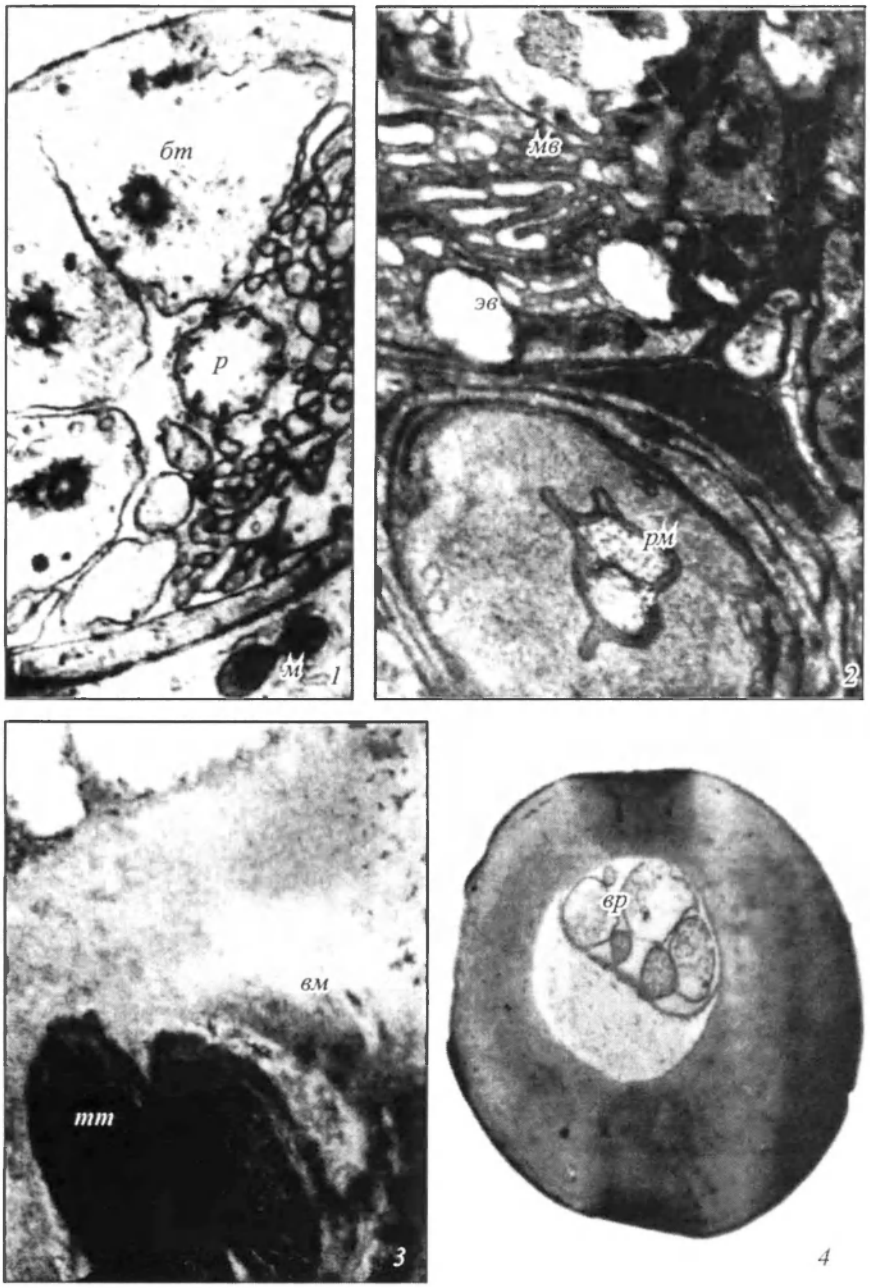


Рис. 2. Особенности строения хемо- и механорецепторных сенсилл переднего тарзуса *Ixodes persulcatus.*

1 — область базальных телец (*бт*) и начала рецепторных ресничек (*р*) хеморецепторной сенсиллы второго типа; *2* — 2 видоизмененные выше базальной области реснички (*рм*) следуют в сколопоидной оболочке к основанию стержневидного тактильного волоска механорецепторной сенсиллы; *3* — трубчатые тельца, образованные в месте прикрепления рецепторных ресничек к основанию волосках; *4* — срез хеморецепторной сенсиллы I-го типа. *вм* — волокнистая мембрана; *вр* — видоизмененные реснички в полости кутикулярного волоска; *м* — митохондрия; *мв* — микроворсинки; *р* — ресничка в области типичной ресничной структуры; *эв* — экстраклеточная вакуоль.

Fig. 2. Details of chemo- and mechanoreceptor sensilla of the anterior tarsus of *Ixodes persulcatus.*

кальнее ресничного отдела реснички видоизменяются; они заполнены большим количеством микротрубочек и следуют в сколопоидной оболочке к основанию волоска (рис. 2, *2*), где образуют трубчатые тельца (рис. 2, *3*). Волосковая мембрана, или апикальное тельце, деформирует трубчатые тельца при отклонении стержневидного кутикулярного волоска, что и служит адекватным раздражителем тактильной сенсиллы.

По внешней морфологии различаются 3 типа таких сенсилл (рис. 1, *4*). 1-й тип — самые короткие, длиной около 15 мкм. Волосок базиконического или хетоидного типа, стенки гладкие (рис. 1, *4*). 2-й тип обладает хетоидными волосками, стенки несут продольные ребра жесткости. Волоски размером 50—70 мкм (рис. 1, *2*, *4*). 3-й тип обладает длинными трихоидными волосками (100—110 мкм).

Количество механорецепторных сенсилл меняется в ходе онтогенеза. У личинки 8 таких сенсилл: по одной механорецепторной сенсилле располагается на каждой из латеральных поверхностей тарзального членика (передней и задней) в его базальной области, и 6 сенсилл образуют 3 пары на вентральной поверхности тарзуса: 2 пары находятся вблизи коготка, 3-я — в базальной области на значительном удалении. У нимфы имеется 14 механорецепторных сенсилл на тарзальном членике: по 3 сенсиллы обнаруживаются на каждой из латеральных поверхностей (по паре в проксимальной области и по одной в дистальной); 4 пары сенсилл располагаются на вентральной поверхности тарзуса: 2 в проксимальной и 2 в базальной областях. У взрослых клещей (самца и самки) на тарзусе находится 34 тактильных механорецепторных сенсиллы: 7 сенсилл образуют продольный ряд на каждой из латеральных поверхностей членика (всего 14), 10 пар — на вентральной стороне членика. Полового диморфизма в наборе механорецепторных сенсилл и их расположении не обнаружено.

Кроме тактильных механорецепторных сенсилл, на обеих латеральных поверхностях тарзального членика обнаружены одно- и многополостные сенсиллы с верхушечной порой, сочетающие ультраструктурные признаки механорецепторов и тактильных хеморецепторов. Таких сенсилл 2 типа. 1-й тип по строению идентичен вкусовым сенсиллам, расположенным вокруг органа Галлера и подробно описанных автором в предыдущих публикациях (Леонович, 1977, 1985). Основные черты строения таких сенсилл заключаются в следующем: иннервируется сенсилла 6 рецепторными нейронами, 2 из них образуют у основания полого волоска трубчатые тельца механорецепторов. В волоске имеются 2 продольные полости, в одной из них к вершине следуют реснички 4 рецепторных нейронов, во второй — отростки оберточных клеток. У взрослых клещей таких сенсилл 2; располагаются они на латеральных поверхностях тарзуса вблизи коготка, однако, на некотором от него удалении (сенсиллы *в2* на рис. 1, *2*, *3*). У нимфы и личинки имеется только по одной такой сенсилле на каждой из задних латеральных поверхностей передней лапки.

2-й тип относится к однополостным хемо-механорецепторным сенсиллам с верхушечной порой. Из 8 клеток, входящих в состав такой сенсиллы, 2 образуют трубчатые тельца у основания сплошного кутикулярного волоска. Реснички 6 клеток проходят в единственную внутреннюю полость (рис. 2, *4*). При этом только 4 реснички достигают верхушечной поры, а 2 заканчиваются в базальной трети полости волоска (рис. 2, *4*). Пара таких сенсилл располагается по сторонам от коготка (*в1* на рис. 1, *1*, *2*, *3*). Число и расположение однополостных хемо-механорецепторных сенсилл (тип 1) в ходе онтогенеза не изменяется: и у взрослых клещей, и у нимфы, и

у личинки всегда имеется пара таких сенсилл (по одной сенсилле на каждой из латеральных поверхностей лапки непосредственно возле коготка).

Кроме указанных типов сенсилл, на вентральных поверхностях передней лапки обнаружены многополостные сенсиллы с центральной полостью и системой правильно расположенных периферических полостей. Их строение полностью идентично строению посткапсулярных сенсилл органа Галлера, подробно описанных в предыдущих публикациях (Леонович, 1977, 1985). У взрослых клещей, нимф и личинок присутствует 3 таких сенсиллы (2 на передней и 1 на задней латеральных поверхностях лапки базальнее хемо-механорецепторных сенсилл *в1* и *в2*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее тарзальные сенсиллы (кроме сенсилл, входящих в состав органа Галлера) были исследованы методами электронной микроскопии у Amblyomma americanum, представителя подсем. Amblyomminae (Foelix, Axtell, 1971; Chu-Wang, Axtell, 1974). Согласно данным указанных авторов на переднем тарзальном членике *A. americanum* (кроме сенсилл, входящих в состав органа Галлера) обнаружены 3 типа сенсилл: тактильные механорецепторные, хемо-механорецепторные двуполостные (соответствующие типу *в2* у исследованного нами *I. persulcatus*) и сенсиллы с системой дополнительных периферических полостей. Таким образом, видно, что у таежного клеща, представителя подсем. Ixodinae, исследованного нами, присутствует дополнительный тип прикоготковых сенсилл, отсутствующий у амблиоммин, а именно, пара однополостных хемо-механорецепторных сенсилл *в1*, располагающихся непосредственно вблизи коготка. Из приведенной в работе Гренахера с соавторами фотографии (Grenacher et al., 2001) видно, что именно этот тип сенсилл в экспериментах по регистрации потенциалов действия клеток сенсиллы при контактном раздражении давал отчетливый сильный ответ как при раздражении экскретами клещей, так и при раздражении гуанином и 8-азагуанином, естественными компонентами фекалий. При этом данные сенсиллы не отвечали ни на один из стандартных вкусовых раздражителей и, таким образом, не могут быть идентифицированы как органы вкуса (Grenacher et al., 2001).

Морфологически идентичный тип сенсилл у клещей обнаружен только в составе пальпального рецепторного органа как у представителей сем. Ixodidae (Foelix, Chu-Wang, 1972; Иванов, Леонович, 1979), так и у Argasidae (Leonovich, Dusbabek, 1991). При этом из двух типов сенсилл, формирующих пальпальный рецепторный орган, сенсиллы, идентичные по строению вышеописанным прикоготковым сенсиллам *в1*, всегда присутствуют на пальпах в количестве 2. У аргасовых клещей именно эти сенсиллы реагируют на их фекалии, возможно, обеспечивая скопления клещей в убежищах (Dusbabek et al., 1991).

Таким образом, в данной работе впервые показано наличие на тарзальных члениках клещей-иксодин специализированных хемо-механорецепторных сенсилл особого строения, содержащих контактные хеморецепторы, реагирующие на естественные химические компоненты фекалий клещей, но не являющиеся органами вкуса. Сенсиллы эти сходны по строению с одним из типов сенсилл пальпального органа и не обнаружены на лапках клещей подсем. Amblyomminae.

Работа поддержана грантом Президента РФ НШ-1664.2003.4.

Список литературы

Иванов В. П., Леонович С. А. Органы чувств // Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Л.: Наука, 1979. С. 53—66.

Леонович С. А. Электронно-мискроскопическое исследование органа Галлера клеща Ixodinae persulcatus (Ixodidae) // Паразитология. 1977. Т. 11, № 4. С. 340—347.

Леонович С. А. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae) // Энтомол. обозр. 1978. Т. 57, № 1. С. 221—226.

Леонович С. А. Органы чувств // Таежный клещ Ixodes persulcatus Sch. (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. С. 77—83.

Леонович С. А. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 83—96.

Леонович С. А. Сенсорные системы кровососущих паразитических клещей: Автореф. докт. дис. СПб., 1999. 24 с.

Успенский И. В., Емельянова О. Ю. О наличии феромонных связей у клещей рода Ixodes // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 1. С. 669—704.

Chu Wang I. W., Axtell R. C. Fine structure of ventral and lateral tarsal sensilla of the hard tick, Amblyomma americanum // Ann. Ent. Soc. Am. 1974. Vol. 67, N 3. P. 453—457.

Dusbabek F., Simek P., Jegorov A., Triska J. Identification of xanthine and hypoxanthine as components of assembly pheromone in excreta of argasid ticks // Exp. Appl. Acarol. 1991. Vol. 11. P. 307—316.

Foelix R. F., Axtell R. C. Fine structure of tarsal sensilla in the tick, Amblyomma americanum (L.) / Ed. by Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1971. Bd 14. S. 22—37.

Hess E., Vlimant M. The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata). I. Wall pore and terminal pore sensilla // Rev. Suiss Zool. 1982. Vol. 89. P. 713—729.

Hess E., Vlimant M. The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata).II. No pore sensilla // Rev. Suisse Zool. 1983. Vol. 90. P. 157—167.

Grenacher S., Kröber T., Guerin P. M., Vlimant M. Behavioral and chemoreceptor cell responses of the tick, Ixodes ricinus, to its own faeces and faecal constituents // Exp. Appl. Acarol. 2001. Vol. 25. P. 641—660.

Leonovich S. A. Phenol and lactone receptors in the distal sensilla of the Haller's organ in Ixodes ricinus ticks and their possible role in host perception // Exp. Appl. Acarol. 2004. Vol. 32. P. 89—102.

Leonovich S. A., Belozerov V. N. Regeneration of Haller's sensory organ in the tick Ixodes ricinus L. // Exp. Appl. Acarol. 1992. Vol. 15. P. 59—79.

Leonovich S. A., Dusbabek F. Pheromone receptive subsystem in ticks: correlation between stimulus conducting structures and evolution of behavior // Modern Acarology, Academia (Prague) and SPB Publ. (the Hague). 1991. Vol. 1. P. 53—58.

SteulletP., Guerin P. M. Identification of vertebrate volatiles stimulating olfactory receptors on tarsus I of the tick Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae). I. Receptors within the Haller's organ capsule // J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 1994a. Vol. 174. P. 27—38.

SteulletP., Guerin P. M. Identification of vertebrate volatiles stimulating olfactory receptors on tarsus I of the tick Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae). II. Receptors outside the Haller's organ capsule // J. Comp Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 1994b. Vol. 174. P. 39—47.

Thonney F. Etude morphologique et structurale des recepteurs sensoriels du tarse I de la tique Ixodes ricinus L., Ph. D. Thesis, Univ. Neuchatel, Switzerland. 1987.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 04.03.2004

FINE STRUCTURE OF TARSAL SENSILLA IN THE TAIGA TICK IXODES PERSULCATUS (IXODINAE)

S. A. Leonovich

Key words: taiga ticks, *Ixodes persulcatus*, tarsal sensilla, electron microscopy.

SUMMARY

The first tarsal segment of the taiga tick bears 4 general types of sensilla (except for sensilla forming the Haller's sensory organ on the dorsal surface of the tarsus): tactile mechanoreceptor sensilla of 3 types, contact chemo-mechanoreceptor sensilla of 2 types, and double-walled pore sensilla. One of these types, the chemo-mechanoreceptor upper-pore sensilla, was found only in the Ixodinae, and not found in the examined representatives of the Amblyomminae. This type of sensilla was also found in the palpal receptor organ of the ixodid and argasid ticks.